Aus dem I. Anatomischen Institut der Universität des
Saarlandes Homburg/Saar
Direktor: Professor Dr.med. H. Leonhardt

HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNG ZUR FRAGE DER DEFINITIVEN SEGMENTATION DER CHORDA DORSALIS DES HÜHNCHENS

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Medizinischen Fakultät
der Universität des Saarlandes

vorgelegt von

Ie Hak Paulus Lauw alias
Iskandar Leman

1969

Dekan: Professor Dr.med. H. Witter
Referent: Professor Dr.med. H.Leonhardt

Aus dem I. Anatomischen Institut der Universität des
Saarlandes Homburg/Saar
Direktor: Professor Dr.med. H. Leonhardt

HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNG ZUR FRAGE DER DEFINITIVEN SEGMENTATION DER CHORDA DORSALIS DES HÜHNCHENS

I n a u g u r a l - D i s s e r t a t i o n
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Medizinischen Fakultät
der Universität des Saarlandes

vorgelegt von
Ie Hak Paulus Lauw alias
Iskandar Leman

Dekan: Professor Dr.med. H. Witter
Referent: Professor Dr.med. H.Leonhardt

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Die mündliche Promotionsprüfung wurde am 6. Februar 1969 abgelegt.

I N H A L T

I. Einleitung und Fragestellung

II. Literatur

III. Material und Methode

IV. Befunde

V. Diskussion

VI. Zusammenfassung

VII. Literatur

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41542718_0031

I) Einleitung und Fragestellung

Bei seinen Untersuchungen über das Verhältnis von Mitosen zu Amitosen im Zentralnervensystem des Hühnchens fiel ROLSHOVEN (1965) die Persistenz der Chorda dorsalis bei ä l t e r e n Embryonen auf. Eine Untersuchung des Verhaltens der Chorda dorsalis bei der Entwicklung des Hühnerembryos war damit geboten, zumal in der Literatur keine eindeutigen Hinweise auf den zeitlichen Ablauf der Chordaentwicklung zu finden sind. In den Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus) von KEIBEL und ABRAHAM (1900) stehen nur spärliche Hinweise über die Chordaentwicklung. Lediglich die Bemerkung, daß im Bebrütungsalter von 112-114 Stunden beim Hühnerembryo "die Chorda dorsalis intervertebral ein wenig eingeengt sei" verweist auf die einsetzende Segmentierung. Wie diese im einzelnen abläuft, wann sie abgeschlossen ist, wird nicht angegeben.

Aufgabe und Ziel dieser Untersuchung sollte die Klärung folgender Fragen sein:

a) In welchem Stadium der embryonalen Entwicklung findet sich die erste definitive Segmentierung der Chorda dorsalis?

b) Zu welchem Zeitpunkt ist die Segmentierung der

Chorda dorsalis abgeschlossen?

II) Literatur

Im folgenden wird hauptsächlich die Literatur, die sich mit der Chordasegmentation beim Hühnchen beschäftigt, in Betracht gezogen.

v.BAER (1828) entdeckte und benannte die Chorda dorsalis der Wirbeltiere, er untersuchte dabei auch mehrere Tausend Hühnerembryonen in allen Bebrütungsstadien. v.BAER homologisierte den Strang im Rücken des Hühnerembryos mit der persistierenden Knorpelsäule mancher Knorpelfische und nannte ihn "Rückensaite" oder "C h o r d d o r s a l i s". Er verweist auf die Dickenzunahme des Stranges, die bis zur Mitte des embryonalen Lebens anhält und betont:" Sie ist nicht nur die Achse, um welche sich die ersten Theile des Fötus bilden, sondern der wahre Maßstab für den ganzen Leib und alle Hauptsysteme."

JURAND (1962) meint, daß die ganze Entwicklungsperiode und die Existenz der Chorda dorsalis auf ungefähr 10 Tage beschränkt ist; er schreibt:"In chick embryos the whole period of development and existence of the notochord is limited to about 10 days (i.e. from the second until the 11th day of embryo life)."

Über die Herkunft der Chorda dorsalis äußern sich HOFFMANN (1882) und KINGSBURY (1924), sie diskutieren vor allem die Meinungen älterer Autoren; HOFFMANN (1882) hält die Chorda dorsalis des Hühnchens für ein Produkt des Mesoderms und des Entoderms. Nach KINGSBURY (1924) ist die Chorda dorsalis mesodermal, ihr cranialer Teil aber entodermal entstanden. Er betont:"If it is felt that the notochord must be grouped under one of the germ-layers, on the basis of its potentialities, position and fate, it may be designated as a mesodermal structure,....." und "Quite universally, the notochord shows in its development two phases, with two corresponding regions:(1) the cephalic portion is associated with the entoderm, often imbedded in it as a notochordal plate; (2) a "caudal" portion not associated with the entoderm." "...that is responsible for the prevalent interpretation that the notochord is an entodermal structure."
In einer experimentellen Arbeit stellt WILLIAM (1942) fest, daß die Chordascheide aus den die Chorda umgebenden Mesenchymzellen stammt; er schreibt:"Evidence from both normal and experimental development indicates that the fibrous notochordal sheath is not a product of the outer notochordal cells, but is formed from surrounding mesenchyme cells."

Segmentale Chordawellen werden von MINOT (1906), SENSENIG (1943), PRADER (1945) und BLECHSCHMIDT (1961) beschrieben. BAUER (1967) weist aber nach, daß diese segmentalen Wellen der Chorda dorsalis auf Sagittalschnitten Kunstprodukte sind, die durch die Stauchung der Chorda dorsalis in der Längsachse bei der Herstellung der histologischen Schnitte verursacht werden. BAUER demonstriert sowohl in der Sagittal- als auch in der Frontalebene Chordawellen. Er zeigt überzeugend, daß die segmentalen Wellen fehlen, wenn die Längsachse der Embryonen parallel zur Messerschneide liegt.

PLATT (1889) untersucht die primitive axiale Segmentation des Hühnchens ("primitive axial segmentation of the chick") nur in den Anfangsstadien.

PATTEN (1951) bezieht sich auf die Frühstadien der Hühnerentwicklung und findet, daß bei 18 Stunden Bebrütungszeit "the notochord has become markedly elongated to form a conspicuous structure extending cephalad in the mid-line from HENSEN's Node."

Beim 112 Stunden alten Hühnerembryo sehen KEIBEL und ABRAHAM (1900) die Chorda dorsalis intervertebral ein wenig eingeengt, das gleiche findet HAMILTON (1952) im Brustbereich des 5 Tage alten Embryos; dieser Befund stimmt aber nicht überein mit der Angabe von SCHWARCK (1873). Dieser betont:"Hier sehen wir die Chorda sich

als continuirlichen, überall gleich dicken Strang durch die ganze Wirbelsäule hindurchziehen,...". Am gleichaltrigen Embryo findet aber BERTOLINI (1958) die Chorda im Halsbereich intervertebral wenig erweitert und intravertebral geringgradig eingeengt.

GEGENBAUR (1862) beschreibt beim 7 Tage alten Hühnerembryo eine intervertebrale Erweiterung der Chorda dorsalis und intravertebrale Einschnürungen im oberen und mittleren Halsbereich, im gesamten Brustabschnitt und den kranial gelegenen Sacralwirbeln. BERTOLINI (1958) findet das gleiche am 5. Bebrütungstag.

Die intervertebralen Erweiterungen und intravertebralen Einengungen der Chorda dorsalis demonstrieren FRORIEP (1883), GEGENBAUR (1862), HAMILTON (1952) und SCHAUINSLAND (1905) beim 8 Tage alten Embryo, BERTOLINI (1958) stimmt dem nicht zu. Er sieht im Halsbereich intervertebrale Chordaeinengungen.

SCHWARCK (1873) betont, daß "erst gegen den 9. Tag sich die intervertebrale Einschnürung und die vertebrale Erweiterung ausbilden soll und zwar zunächst ab den Halswirbeln." Auch in den Kreuz- und Lendenwirbeln findet er intervertebrale Chordaeinschnürungen. An den Hals- und Brustwirbeln enthält die Chorda dorsalis "eine dreifache Einschnürung, die stärkste im Interver-

tebralraum und zwei schwächere an den Wirbelenden." Dieses Verhalten der Chorda dorsalis findet auch GEGENBAUR (1862) an den Halswirbeln des 9-10 Tage alten Embryos. Demnach entfallen auf einen Wirbelkörper drei erweiterte und vier verengte Strecken der Chorda. Zwei der letzteren sollen den benachbarten Wirbelkörpern gemeinsam sein. Für dasselbe Entwicklungsstadium (10. Tag) gibt BERTOLINI (1958) an, daß die Chorda dorsalis im Halsbereich stark eingeschnürt sei.

HAMILTON (1952) berichtet über 2 Einengungen und 3 Erweiterungen im Intravertebralbereich des Halswirbels beim 12 Tage alten Embryo, er bezieht sich dabei auf SCHWARCK (1873).

GEGENBAUR (1862) schreibt über den 13 Tage alten Embryo: "In den beiden letzten Sacralwirbeln sowie in den Steißwirbeln ist die Chorda noch nicht einmal intervertebral eingeschnürt. Dagegen sind die Intervertebralien am Sacraltheile völlig verstrichen."

SCHWARCK (1873) meint, daß die Chorda am 14. Tage schon in der Rückbildung begriffen sei und die Wirbel nicht mehr als kontinuierlicher, überall gleich dicker Strang durchziehe, sondern an bestimmten Stellen, den Intervertebralräumen, schon eingeschnürt sei. Die Chorda sei in diesem Stadium an einigen Halswirbeln schon fast

vollständig abgeschnürt, wobei die Abschnürung zuerst im Intervertebralraum, dann an den Wirbelenden beginne, obwohl auch Ausnahmen vorzukommen scheinen. Gegen den Schwanz zu nehme die Stärke der Einschnürungen sukzessiv ab (SCHWARCK, 1873). An gleichaltrigen Stadien beschreibt PARKER (1869) eine Einschnürung der Chorda im Basi-occipitalbereich, die er uhrglasähnliche Segmentation ("hour-glass-like segmentation") nennt.

JÄGER (1858) gibt für das 18-Tage-Stadium mit Bezug auf die Halswirbelsäule an: "Die Chorda dorsalis läuft also nicht, wie RATHKE (1849) angibt, frei durch die Gelenkhöhle hindurch, sondern ist von einer sie scheidenartig umhüllenden Zellmasse umgeben, die eine continuirliche Fortsetzung der Masse des einen Wirbelkörpers in die andern ist. Dies beweist Fig. 1. und 2. in meiner Abhandlung, wo die Gelenkhöhle schon gebildet ist und trotzdem die Chorda dorsalis als continuirlicher Strang durch das Centrum der Anlage des Ligamentum suspensorium hindurchzieht." JÄGER kommt zu dem Ergebnis, daß die Chorda dorsalis im Intervertebralbereich im Laufe der Entwicklung vollständig zu Grunde geht. Er entdeckt in der "Substanzbrücke" um die Chorda dorsalis in den Intervertebralräumen der Halswirbel die Anlage des Ligamentum suspensorium, eines Bandes, das bei den Vögeln zwischen den einander zugewandten Wirbelkörpern

im Innern der Gelenkhöhle ausgespannt ist. Es durchzieht demnach auch die zentralen Öffnungen der Menisci. Die Herkunft des Ligamentum suspensorium corporum vertebralium hat BERTOLINI (1958) histologisch-histochemisch untersucht und kommt zum gleichen Ergebnis wie JÄGER (1858). Er bezeichnet die "Substanzbrücke" aber nicht wie JÄGER als "Zellenmasse", sondern als "eine Gewebsbrücke vom Typ des Vorknorpels". Damit bestätigt er die Arbeit von SCHWARCK (1873) und PIIPER (1928). Über das Endschicksal der Chorda faßt GEGENBAUR (1862) zusammen:"Es wird dieses embryonale Gebilde nur in den Intervertebralien durch den einwachsenden Knorpel und am Halstheile durch die Bildung der Zwischenwirbelbänder (ligg.suspensoria!) zerstört, an den übrigen Theilen, im Wirbelkörper nämlich, geht es unmittelbar in bleibende Theile über. Die Chordazellen wandeln sich hier in Knorpelzellen um. Sowohl beim Hühnchen, als beim Sperling habe ich dies unzweifelhaft erkannt. Mit der Bildung der Markräume geht schließlich die letzte Spur von der Betheiligung der Chorda an der Wirbelbildung verloren."

III) Material und Methode

Es wurden 29 quere und sagittale Schnittserien der Bebrütungsstadien zwischen 8 und 21 Tagen angefertigt und untersucht. Herangezogen wurden weiterhin 19 Schnittserien der Bebrütungszeiten von 42 bis 190 Stunden.* Bebrütung der Eier (weiße Leghorn) im EHRET-Motorbrüter. Intravitale Fixierung mit dem Formol-Eisessig-Sublimatgemisch nach STIEVE (zit. nach ROMEIS, 1948, § 333) in folgender Weise. Nach Aufbohren der Eier wurde die Keimscheibe mit dem Fixierungsmittel unterspritzt und beschichtet. Nach wenigen Minuten läßt sich die Keimscheibe leicht vom Eiweiß abheben. Bei größeren Embryonen wurden Eiweiß und Eigelb abpipettiert und durch Fixierungsmittel ersetzt. Auch in den Intraperitonealraum wurde Fixierungsflüssigkeit gespritzt. (Präparation größerer Keime). Paraffineinbettung. Die Wirbelsäulen wurden in lückenlosen Serien sagittal und quer geschnitten. Färbung der 10 µm dicken Serienschnitte mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN (1916) (zit. nach ROMEIS, 1948, § 672) in der Modifikation nach VOLKMANN (1929) (zit. nach ROMEIS, 1948, § 1654).

---

*Diese Serien wurden mir von Herrn Professor Dr. Rolshoven freundlicherweise überlassen.

IV. Befunde

Bildorientierung: Die Abb. 1 zeigt einen Sagittalschnitt eines 8 Tage bebrüteten Embryos (Vergr.12,5x). Die Abb. 2-10 sind Rekonstruktionszeichnungen des medianen Schnittes sagittaler Schnittserien von Hühnerembryonen des 12. bis 20. Bebrütungstages. In den Zeichnungen sind jeweils alle Befunde aus allen Sagittal- und Querschnitten der betreffenden Wirbelsäule festgehalten ohne Rücksicht auf tatsächliche Abweichungen der Strukturen (z.B. der Ossifikationszentren) von der Medianebene, die Zeichnungen sind insoweit schematisiert und vollständig. Die Maßstabslinie auf jeder Abbildung bezieht sich auf 1 cm. Auf den Abbildungen liegen die Wirbelbögen links, die Säule der Wirbelkörper mit dem Chordastrang rechts; ausgespart ist der Wirbelkanal. Zur besseren Orientierung ist das 1. Brustwirbelsegment durch einen Pfeil gekennzeichnet.

Zur Segmentbezeichnung:

Atlas	= 1. Segment (auf der Zeichnung nicht zu sehen).
Halswirbelsäule (C) =(HWS)	= 2. - 14. Segment
Brustwirbelsäule (TH) =(BWS)	=15. - 21. Segment
Lendenwirbelsäule-Sacrum (LS)	=22. - 35. Segment
Schwanz (Co)	=36. - 46. Segment

Da v o r dem 8. Bebrütungstag die Chorda dorsalis als fast gleichmäßiger noch nicht segmentierter Stab das Achsenskelet durchsetzt (Abb.1), bleiben diese frühen Stadien außer Betracht.

1. 12. Bebrütungstag (Abb.2)

a) Die Chorda dorsalis ist ein einheitlicher, noch nicht segmentierter Strang, der durch alle Wirbelkörper hinzieht. Im Halsbereich sind drei intravertebrale Chordaanschwellungen, zwei intravertebrale und zwei intervertebrale Chordaeinengungen erkennbar. Im Brustbereich sind die Einengungen weniger deutlich ausgeprägt. Der Chordastrang ist in der unteren WS-Hälfte kaum eingeengt, ausgenommen die Übergangsstellen C 14 - TH 1, TH 1 - TH 2 und TH 5 - TH 6. Hier finden sich Chordazellenverdichtungen; die Zellkerne liegen dicht nebeneinander. Die gesamte Chorda ist von der Chordascheide umgeben, die viel kollagene Fasern enthält.

b) Im Gegensatz zur Ossifikation der menschlichen Wirbelkörper, die ausschließlich enchondral verknöchern (TÖNDURY, 1968), erfolgt die Ossifikation der Wirbelkörper des Hühnchens enchondral und perichondral. Perichondrale Ossifikationsbezirke finden

sich von C_2 bis LS_1 mit Ausnahme von TH_1. Dieser primäre Knochen enthält viele Osteoblasten und kollagene Fasern; er ist dicht vaskularisiert.
In diesem Stadium beginnt auch die enchondrale Ossifikation. In den Wirbelkörpern C_2 - C_{13} und TH_2 - LS_1 wird der Blasenknorpel durch perforierende Gefäße arrodiert. Es finden sich Mesenchymzellen, Osteoblasten und Chondroklasten. Zahlreiche Mesenchymzellen zeigen Mitosestadien. Ossifikationsfrei sind C_1, TH_1 und die caudal von LS_1 gelegenen Wirbelkörper.

c) Die Zwischenwirbelscheiben sind im Halsbereich bereits erkennbar. Sie sind keilförmig mit dicker Peripherie, während sie nach zentral dünner werden. Durch eine zentrale Aussparung sind die Wirbelkörper noch miteinander verbunden. Im Schwanzbereich und der kranialen und kaudalen BWS finden sich die Diskusanlagen nur angedeutet. Auf ihrer Höhe sind die Knorpelzellen der Wirbelkörperanlage verdichtet

2. 13. Bebrütungstag (Abb. 3)

a) Die Chorda dorsalis ist noch nicht segmentiert. Die Form des Chordastranges gleicht im Halsbereich dem 12-Tagestadium, doch zeigt sich an den Stellen

der späteren Intervertebralspalten eine Verdichtung der Chordazellen. Angeschwollen erscheint die Chorda im Zentrum der Brustwirbelkörper, während sie in den Intervertebralbezirken leicht dorsoventral eingeengt ist. Chordazellverdichtungen finden sich vor allem zwischen den Wirbelkörpern C_{14} - TH_1, TH_1 - TH_2, TH_5 - TH_6 und zwischen TH_6 - TH_7. Die Zellen sehen noch blasig aus. Im Lumbo-Sacralbereich und in der Schwanzwirbelsäule sind die intervertebralen Einengungen gering.

b) Die Ossifikation schreitet fort. Perichondrale Ossifikationsstellen finden sich an den Wirbelkörpern von C_2 bis LS_7 mit Ausnahme von TH_1. Enchondral ossifizieren vor allem die Wirbelkörper von C_2 bis C_{14} und TH_2 bis LS_3. Arrodierende Gefäße sind reichlich vorhanden, sie erreichen die Chorda und treten bei C_3 - C_{12} und TH_4 - LS_1 in diese ein.

c) In der Anlage der Zwischenwirbelscheiben ist gegenüber dem vorigen Stadium keine Veränderung eingetreten.

3. 14. Bebrütungstag (Abb. 4)

a) Segmentierungserscheinungen treten erstmals auf.

Im Halsbereich ist die Chorda kein einheitlicher, durchgehender Strang mehr, sondern mehrfach von durchwachsenden Blutgefäßen unterbrochen; an die Stelle der Chordazellen sind Mesenchymzellen, kernhaltige Erythrozyten, Osteoblasten und Chondroklasten getreten. Vereinzelte Chordainseln liegen dazwischen. Eine vollständige Auflösung und damit Unterbrechung der Chorda findet sich in den Wirbelkörpern von C_4 bis C_8 und bei C_{10}. Eine meist ventral anfangende Arrodierung der Chorda beginnt in den Abschnitten C_2, C_3 , C_9, C_{11} - LS_5.

Intervertebral und im Bereich der Gelenkenden der Halswirbelkörper sind die Chordazellen dicht gelagert. Hier ist die Chorda am stärksten eingeengt. Da in den Wirbelkörpern die Chorda noch unvermindert breit ist, erscheint der Chordastrang perlschnurartig. Nur mäßig tritt die Chordaeinengung im Lumbo-Sacralbereich in Erscheinung. Leichte Eindellungen beziehen sich auf die Intervertebralabschnitte. Ohne Eindellungen läuft die Chorda auch durch die Schwanzwirbel; mäßige Einkerbungen sind nur in den Intervertebralbezirken zu sehen.

b) Die perichondrale Ossifikation erscheint an allen Wirbelkörpern mit Ausnahme ab Co_2 der Schwanzregion.

Enchondrale Ossifikationszentren liegen in den Wirbelkörper von C_1 bis LS_{10}.

c) Die Bezirke der Zwischenwirbelscheiben entsprechen den vorherigen Stadien.

4. 15. Bebrütungstag (Abb. 5)

a) Die in der HWS einsetzenden Unterbrechungen des Chordastranges dehnen sich weiter nach kaudal und rostral aus und umfassen die Abschnitte C_2 - C_{12}. Hier sind nur noch wenige bläschenförmige Chordazellen auffindbar. Intervertebral ist der Chordastrang noch erhalten; hier ist er-ventral meist mehr als dorsal- eingedellt.
Arrosionserscheinungen betreffen die Abschnitte C_{13} - LS_5. Diese Vorgänge sind schon im 14. Bebrütungstag erkennbar.

b) Die perichondrale und enchondrale Ossifikation gleicht der am 14. Bebrütungstag.

c) Auch im Intervertebralspalt ist kein Unterschied gegenüber dem Vortag feststellbar.

5. 16. Bebrütungstag (Abb. 6)

a) Weitere Unterbrechungen des Chordastranges sind nicht hinzugekommen. Völlige Unterbrechungen finden sich in den Wirbelkörpern C_2 - C_{12}. Die unterbrochenen Bereiche dehnen sich kaudal und rostral aus. In den intervertebralen Abschnitten der Chorda sind außer einer dichten Zellagerung keine Veränderungen zu sehen. Arrosionen der Chorda finden sich über die ganze Länge von C_{13} bis LS_{12}. An den arrodierten Stellen treten an die Stelle der Chordazellen Mesenchymzellen, Erythrozyten und zahlreiche freie Bindegewebszellen. Die Zurückdrängung des Chordagewebes betrifft vor allem die ersten beiden Brustwirbel.

b) Mit Ausnahme der Schwanzabschnitte, wo nur sporadisch der Beginn einer Ossifikation zu erkennen ist, schreitet die Ossifikation jetzt in allen Wirbeln voran.

c) Veränderungen gegenüber den Vorstadien sind an der Intervertebralanlage nicht zu sehen.

6. 17. Bebrütungstag (Abb. 7)

a) Weitere Chordaabschnitte, C_{13}, C_{14}, TH_1 und TH_3 sind unterbrochen. Arrosionen der Chorda finden sich jetzt in allen übrigen Wirbelkörpern. Die intervertebralen Chordareste der HWS werden immer schmäler, kollagenfaseriges Bindegewebe tritt auf. Im 1. BW sind die Chordazellen völlig geschwunden, im 3. BW finden sich noch inselartige Reste teils kugeliger, teils deformierter und verkleinerter Zellen. In allen übrigen Brustwirbeln sind die Chordazellen unverändert. Intervertebral ist der Chordastrang stellenweise stark eingeengt, die Chordazellen sind vermindert und eng zusammengedrängt. Auch im LS-Bereich ist der Chordastrang intervertebral eingedellt, doch nicht so ausgeprägt wie in den höheren Abschnitten. Die Zellformen sind kaum beeinflußt. Intravertebral behält die Chorda ihre ursprüngliche Breite bei. Findellungen kennzeichnen jetzt auch die Intervertebralabschnitte im Schwanzbereich; intravertebrale Strangbreite und Zellformen sind unverändert.

b) In a l l e n Wirbelkörpern finden sich die Anzeichen der peri- und enchondralen Ossifikation.

c) Die Zwischenwirbelbereiche gleichen den Vorstadien; in sämtlichen LS-Abschnitten werden die Anlagen der Zwischenwirbelscheiben erkennbar.

7. 18. Bebrütungstag (Abb. 8)

a) Die Segmentation schreitet weiter kaudalwärts fort. Jetzt ist der Chordastrang auch bei TH_2 und TH_4 - TH_7 unterbrochen, die Chorda also von C_2 bis TH_7 in allen Intravertebralabschnitten segmentiert. Arrosionen finden sich in allen übrigen Wirbelkörpern. In den Intervertebralabschnitten der HWS verbinden die Chordareste brückenartig die Halswirbel. Teilweise reichen sie noch bis zur Wirbelkörpermitte (C_6). Verringerung der Zellzahl und Vermehrung der kollagenen Fibrillen kennzeichnen die Unterbrechungsstellen. Inselartige Reste von intakten Chordazellen finden sich noch in den aufgelösten Chordaabschnitten im 3. - 7. BW. Die über die ganze BWS noch erhaltenen Abschnitte der intervertebralen Chorda sind von Kollagenfasern umscheidet, die Chordazellen deformiert und länglich -in der Achse der WS- verzogen. Normale Zellformen finden sich nur noch in der unteren BWS, der LS und Schwanzpartie. Die intravertebralen Abschnitte der Chorda sind hier noch ursprünglich breit; inter-

vertebrale Einengungen des Stranges sind vor allem zwischen TH_7 und LS_8 zu sehen. Geringergradig sind die Einengungen zwischen LS_8 und LS_{13}; dort sind an den Eindellungsstellen noch normale Zellformen erhalten. Im Schwanzbereich, wo die Chordaarrosionen am wenigsten ausgeprägt sind, sind die Formen der intravertebralen Chordazellen noch intakt, die intervertebralen Abschnitte aber durch deformierte Formen gekennzeichnet. In diesen Abschnitten ist die Chorda erheblich verschmälert.

b u. c) Ossifikationserscheinungen und die Anlage der Zwischenwirbelscheiben gleichen dem 17. Bebrütungstag.

8. 19. Bebrütungstag (Abb. 9)

a) Ein wesentlicher Unterschied gegenüber dem Vorstadium (18. Bebrütungstag) besteht nicht, doch sind die Abschnitte kaudal des 7. BW stärker arrodiert. Noch immer sind Inseln intakter Chordazellen in den BW 3 - BW 7 zu finden.

b u. c) Auch in der Ossifikation der Wirbelsäule und in der Entwicklung der Intervertebralscheiben sind keine wesentlichen Unterschiede gegenüber dem Vorstadium erkennbar.

9. 20. Bebrütungstag (Abb. 10)

a) Die definitive Segmentierung umfaßt den Wirbelsäulenabschnitt C_2 - TH_7. Hinzugekommen ist eine teils unvollständige Durchtrennung der Chorda im Schwanzbereich kaudal des 2. Schwanzwirbels. Innerhalb der Wirbelkörper sind alle Chordazellen durch arrodierende Gefäße und eingewachsene Mesenchymzellen ersetzt. Stärkere Chordaarrosionen finden sich auch in den Wirbelkörpern des Lumbosacralabschnittes sowie des 1. und 2. Schwanzwirbels. Die intervertebral verbliebenen Chordareste gleichen dem 19-Tagestadium; sie sind noch in allen Wirbelsäulenabschnitten erhalten und zeichnen sich durch Einschnürungsstellen in der Intervertebralmitte, verdichtete Zellagerung und das Auftreten von Kollagen aus. Ausgeprägte Eindellungen betreffen die Intervertebralräume zwischen TH_7 und LS_9 und zwischen dem 12. Lumbosacralwirbel und dem 1. Schwanzwirbel. Intervertebral haben die Chordazellen im Abschnitt LS_9 - LS_{12} fast ihre ursprüngliche Form bewahrt und sehen wie abgeflachte Bläschen aus. In den LS-Wirbeln haben die intravertebralen Chordazellen noch die gleiche Form wie beim 1-2 Tage jüngeren Stadium, der Strang ist in der Wirbelmitte am breitesten, die Zellen sind noch bläschenförmig. Im Schwanzbereich ist die Chorda

intervertebral sehr eingeengt, die Chordazellen sind dicht gelagert; im 1. und 2. Schwanzwirbel hat die Chorda noch die bläschenförmigen Zellen. Die Lokalisation der Ossifikationszentren und das Erscheinen der Bandscheibenanlage gleichen den Stadien des 17. - 19. Bebrütungstages.

Abschließend soll ein Schema die Segmentierungsvorgänge an der Chorda dorsalis des Huhnes zusammenfassen:

---

12. Tag.: Segmentation: Ø

Perichondrale Ossifikation: $C_2 - C_{14} + TH_2 - LS_1$

Enchondrale Ossifikation: $C_2 - C_{13} + TH_2 - LS_1$

Arrosion: Ø

---

13. Tag.: Segmentation: Ø

Perichondrale Ossifikation: $C_2 - C_{14} + TH_2 - LS_7$

Enchondrale Ossifikation: $C_2 - C_{14} + TH_2 - LS_3$

Arrosion: $C_3 - C_{12} + TH_4 - LS_1$

---

14. Tag.: Segmentation: $C_4 - C_8 + C_{10}$

Perichondrale Ossifikation: $C_1 - Co_1$

Enchondrale Ossifikation: $C_1 - LS_{10}$

Arrosion: : $C_2 - C_3 + C_9 + C_{11} - LS_5$

---

15. Tag.:	Segmentation:	$C_2 - C_{12}$
	Perichondrale Ossifikation:	$C_1 - Co_1$
	Enchondrale Ossifikation:	$C_1 - LS_{10}$
	Arrosion:	$C_{13} - LS_5$

---

16. Tag.:	Segmentation:	$C_2 - C_{12}$
	Perichondrale Ossifikation:	Überall
	Enchondrale Ossifikation:	Überall
	Arrosion:	$C_{13} - LS_{12}$

---

17. Tag.:	Segmentation:	$C_2 - TH_1 + TH_3$
	Perichondrale Ossifikation:	Überall
	Enchondrale Ossifikation:	Überall
	Arrosion:	$TH_2 + TH_4 - Co_{10}$

---

18. Tag.:	Segmentation:	$C_2 - TH_7$
	Perichondrale Ossifikation:	Überall
	Enchondrale Ossifikation:	Überall
	Arrosion:	$LS_1 - Co_{11}$

---

19. Tag.:	Segmentation:	$C_2 - TH_7$
	Perichondrale Ossifikation:	Überall
	Enchondrale Ossifikation:	Überall
	Arrosion:	$LS_1 - Co_{11}$

---

20. Tag.: Segmentation: C_2 - TH_7 + Co_3 - Co_{11}

Perichondrale Ossifikation: Überall

Enchondrale Ossifikation: Überall

Arrosion: LS_1 - Co_2

V) Diskussion

Zum Zeitpunkt des Schlüpfens sind Reste der Chorda im Lumbosacral- und Schwanzbereich noch nicht vollständig segmentiert. Der Abschluß der Segmentation erfolgt postnatal.

Der Beginn der Chordasegmentierung kann datumsmäßig exakt festgelegt werden. Es muß daher der wiederkehrenden Literaturangabe "der frühzeitigen Segmentierung" widersprochen werden. Erst in der zweiten Embryonalhälfte -nämlich am 14. Tag- finden sich die ersten intravertebralen Unterbrechungen der Chorda in den Wirbelkörpern C_4 bis C_8 und C_{10}.

SCHWARCK (1873) erwähnt die völlige Durchschnürung der Chorda in einigen Halswirbeln in diesem Stadium. Er sieht sie aber im Intervertebralraum. Dagegen wird in meinem Material in allen -auch den nachfolgenden Bebrütungsstadien- die Chorda zuerst im Bereich der Wirbelkörper aufgelöst und bleibt im Intervertebralraum zunächst noch erhalten. Die Chordasegmentierung

läuft in kranio-kaudaler Richtung ab. Hierin zeigt sich offenbar eine allgemeine biologische Regel, auch die Differenzierung in den Nierengenerationen, in der Ausbildung der Kiemenbogenarteria u.a.m. nimmt diesen Verlauf. Die ersten Unterbrechungen der Chorda am 14. Tag liegen im Halsbereich, weitere Durchschnürungen folgen von Tag zu Tag absteigend kaudalwärts davon. Einige markante Stadien der Segmentierung sind:

15. Bebrütungstag : $C_2 - C_{12}$

17. Bebrütungstag : $C_2 - TH_1 + TH_3$

18. Bebrütungstag: $C_2 - TH_7$

20. Bebrütungstag : $C_2 - TH_7 + Co_3 - Co_{11}$

Zum Zeitpunkt des Schlüpfens ist also die Segmentation der Chorda in HWS und BWS und in der unteren Schwanzregion abgeschlossen. Durchgehend bleibt die Chorda in der lumbosacralen Wirbelsäule erhalten, ebenso überbrücken ihre Reste sämtliche Intervertebralspalten und reichen tief in die Deckplattenbezirke hinein. Dadurch ergibt sich aus dem vorgelegten Befund ein Gegensatz zu GEGENBAUR (1862), der von einer Zerstörung der intervertebralen Chorda durch einwachsenden Knorpel spricht. Am 20. Bebrütungstag sind aber Reste der Chorda noch in den meisten Intervertebralabschnitten erhalten. Die Angabe GEGENBAURS, daß am 13. Bebrütungstag die Chorda in den Sacralwirbeln intervertebral verstrichen sei, kann ich nicht bestätigen. Zu diesem Datum sind

nur mäßige Eindellungen in diesem Abschnitt zu sehen. Dagegen stimmen meine Befunde überein mit denen von FRORIEP (1883), GEGENBAUR (1862) und SCHAUINSLAND (1905), die eine Anschwellung der Chorda an den Wirbelkörpergrenzen beim 8 Tage alten Embryo beschreiben, im Gegensatz zu BERTOLINI (1958), der die "Intervertebralen Einschnürungen der Chorda tiefergreifend" nennt. Der von JURAND (1962) getroffenen Feststellung, daß die Entwicklungsperiode und die Existenz der Chorda dorsalis auf 10 Bebrütungstage beschränkt sei, ist entgegenzuhalten, daß die intravertebralen Chordaabschnitte erst zwischen dem 14. und 20. Tag unterbrochen werden.

VI) Zusammenfassung

1. Die unterschiedlichen Literaturangaben über die definitive Segmentation der Hühnerchorda veranlaßten die Untersuchung von 48 zeitlich gestaffelten Schnittserien der 21-tägigen Embryonalepoche des Hühnchens.

2. Bis zum 13. Bebrütungstag ist die Chorda dorsalis des Huhnes ein durchgehender, nirgendwo unterbrochener Strang. In den Intervertebralräumen bleibt

die Chorda, deren Zellen "zusammengedrückt" erscheinen, bis zum Schlüpfen bestehen.

3. Die pränatale Arrodierung und die Segmentierung der Chorda erfolgt in den Wirbelkörpern, fortschreitend in kranio-kaudaler Richtung.

4. Unterbrechungen der Chorda erfolgen am 14. Bebrütungstag im Bereich der Halswirbelsäule. Am 15. Tag sind weitere Segmentierungen bis C_{12} feststellbar. Am 17. und 18. Bebrütungstag folgen die restlichen HWS-Abschnitte und die Brustwirbelsäule; die Chorda im Schwanzbereich wird erst am 20. Bebrütungstag unterbrochen. Es verbleiben zu diesem Zeitpunkt intakte Chordapartien in den Intervertebralräumen.

5. Zum Zeitpunkt des Schlüpfens ist die Chorda dorsalis im Lumbosacral-Abschnitt streckenweise arrodiert, geht aber als Strang noch durch den gesamten Bereich.

VII. Literatur

1. ARZT,T.: Die Erforschungsgeschichte der Chorda dorsalis und die Entstehung des Chordaten-Begriffes im 19. Jahrhundert. Nova Acta Leopoldina. 17, (1955):361-409

2. v.BAER,K.E.: Über die Entwicklungsgeschichte der Thiere. 2Bd.Königsberg 1828-1837 (zit. nach ARZT, 1955)

3. BAUER,R.: Über die segmentalen Wellen der Chorda dorsalis bei Säugetieren und ihre Deutung. Acta anat. (Basel) 66, (1967):631-638

4. BERTOLINI,R.: Die Entwicklung der Zwischenwirbelabschnitte des Halses beim Hühnchen. Morph.Jb. 99, (1958):407-420

5. BLECHSCHMIDT,E.: Die vorgeburtlichen Entwicklungsstadien des Menschen. Eine Einführung in die Humanembryologie.
Basel, S.Karger: 1961

6. FRORIEP,A.: Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. I.Beobachtung an Hühnerembryonen. Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.Jb. I. 55b, (1883):177-233

7. GEGENBAUR,C.: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig, Wilhelm Engelmann: 1862

8. HAMILTON,H.L.: Lillie's Development of the Chick. 3rd ed., New York, Holt,Rinehart and Winston,: 1965

9. HEIDENHAIN,M.: 25 Jahre Eisenhämatoxylin, Z.wiss.Mikr. 33, (1916):225-231 (zit. nach ROMEIS, 1948, §672)

10. HOFFMANN,C.K.: Ueber die Entwicklungsgeschichte der Chorda dorsalis. Beitr. Anat. Embryol. Festschrift J. Henle, Bonn 1882

11. JÄGER,G.: Das Wirbelkörpergelenk der Vögel. S.-B. Akad. Wiss. Wien, math.-nat.Kl., 33, (K.c.78), (1858):527-564

12. JURAND,A.: The development of the notochord in chick embryos. J.Embryol.exp.Morph. 10, (1962): 602-621

13. KEIBEL,F. u. K.ABRAHAM: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes (Gallus domesticus). In: Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, II. Heft. Jena, Gustav Fischer: 1900

14. KINGSBURY,B.F.: The development significance of the Notochord (Chorda dorsalis). Zeitschr. Morph. Anthrop. 24, (1924):59-74

15. MINOT,C.S.: The segmental flexures of the notochord. Anat.Rec. 1, (1906):42-50

16. PARKER,W.K.: On the Structure and Development of the Skull of the Common Fowl (Gallus Domesticus). Phil. Trans. B. 159, (1869):755-807

17. PATTEN,B.M.: Early Embryology of the chick. 4.Aufl., New York, Mc Graw-Hill Book Company: 1951

18. PIIPER,J.: On the Evolution of the Vertebral Column in Birds, illustradet by its Development in Larus and Struthio. Phil.Trans. B.216, (1928):285 (zit. nach BERTOLINI, 1958)

19. PLATT,J.B.: Studies on the primitive Axial Segmentation of the Chick. Bull. Mus. Comp. Zoöl., Harvard Univ., 174, (1889):171-190

20. PRADER,A.: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Chorda dorsalis beim Menschen. Inaug.Diss., Zürich, 1945

21. RATHKE,H.: Ueber die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig: 1849 (zit. nach JÄGER, 1858)

22. ROLSHOVEN,E.: Mündliche Mitteilung

23. ROMEIS,B.: Mikroskopische Technik, München, Leibniz Verlag: 1948

24. SCHAUINSLAND,H.: Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Vol. 32, (1905), Jena, Fischer:1905

25. SCHWARCK,W.: Beiträge zur Entwicklung der Wirbelsäule bei den Vögeln. Anat. Studien 1, (1873): 568-582

26. SENSENIG,E.C.: The origin of the vertebral column in the deer mouse, Petromyscus maniculatus Rufinus. Anat. Rec. 86, (1943):123-142

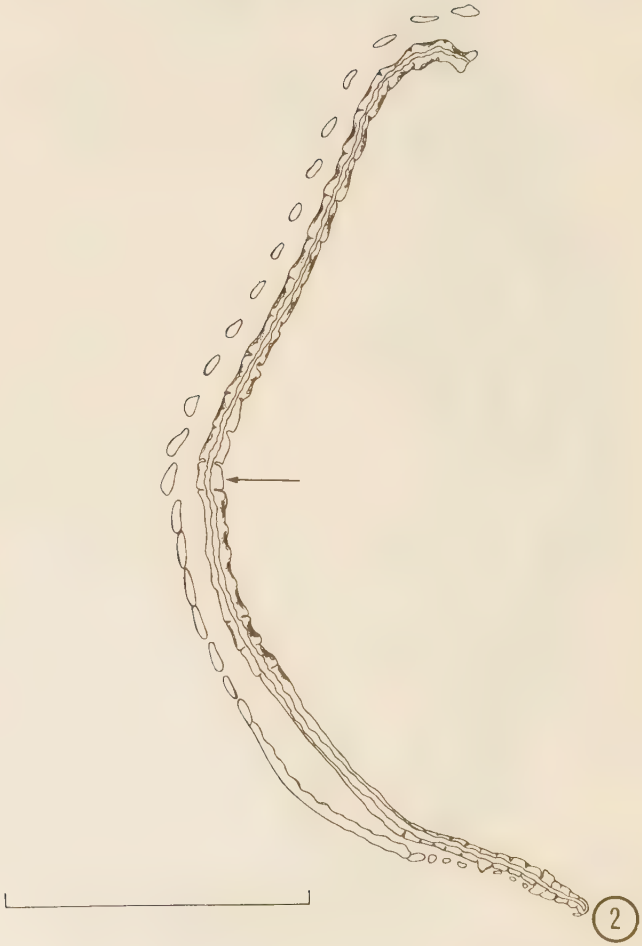
27. STIEVE,H.: (zit. nach ROMEIS, 1948, §333)

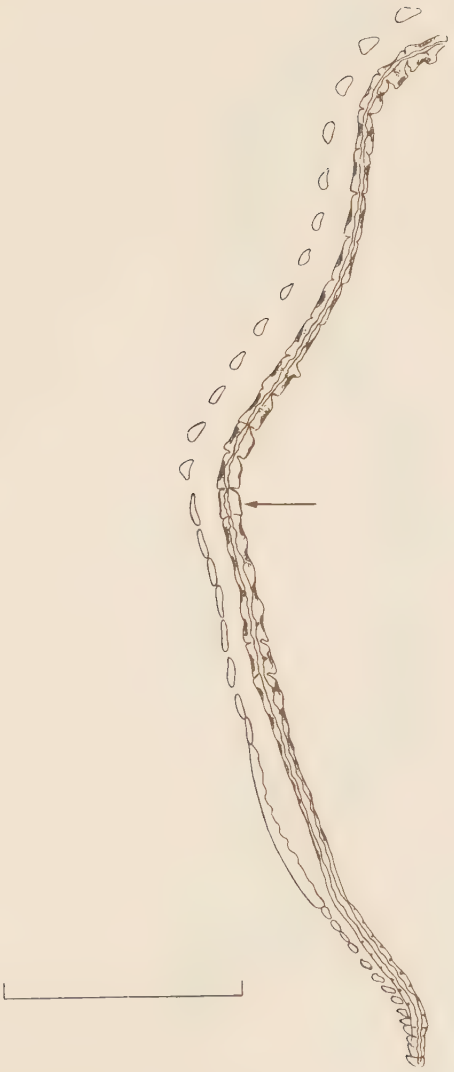
28. TÖNDURY,G.: Rauber/Kopsch, Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen, Bd. I., 20. Aufl. Stuttgart, Georg Thieme: 1968

29. VOLKMANN,R.v.: Über zwei Knorpel- und Knochenfärbungen mittels modifizierten Eisenhämatoxylins. Z. wiss. Mikr. 46, (1929):385-390. (zit. nach ROMEIS, 1948, §1654)

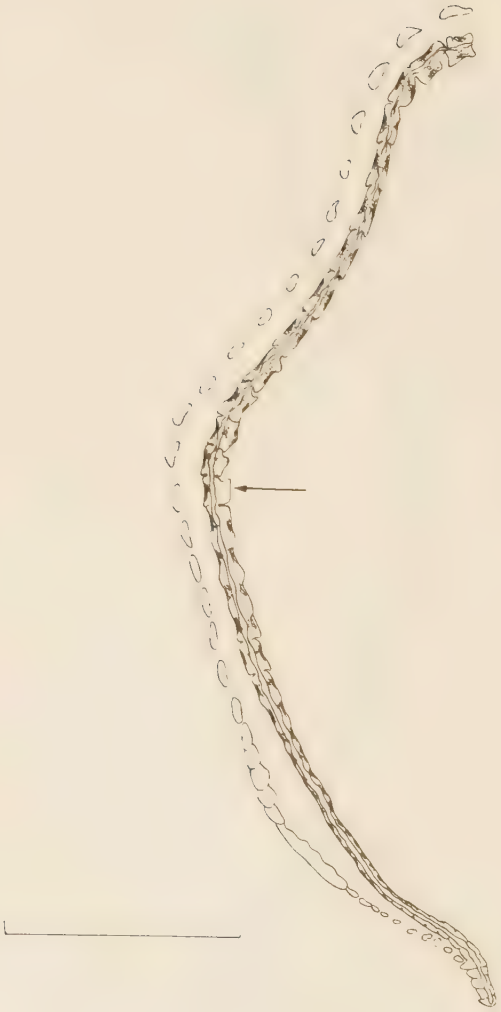
30. WILLIAMS,J.L.: The development of cervical vertebrae in the chick under normal and experimental conditions. Amer. J. Anat. 71, (1942):153-179

①

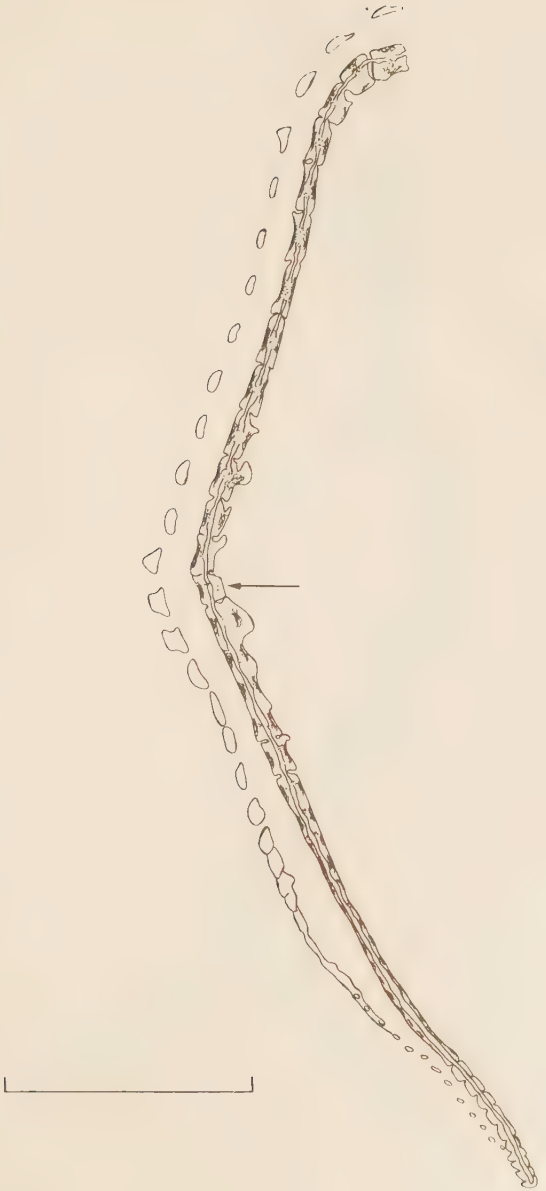

2



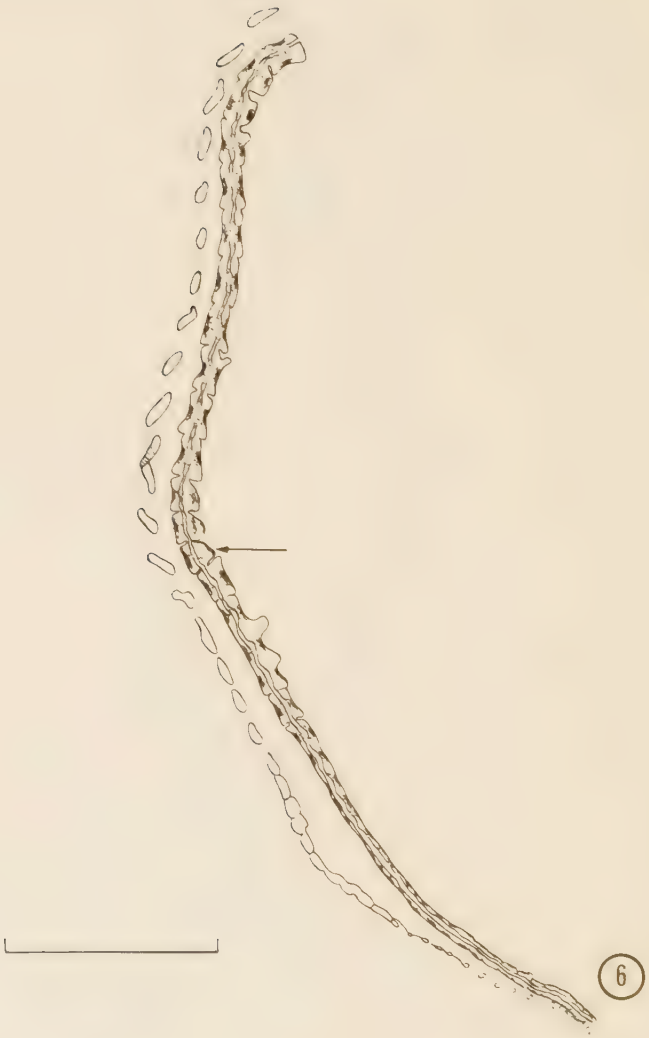
3



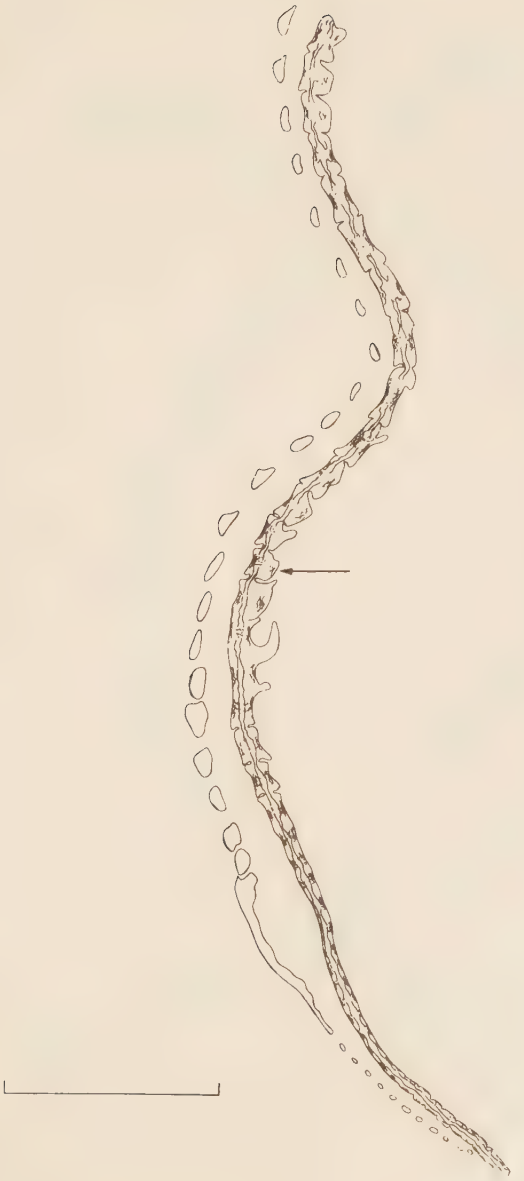
4



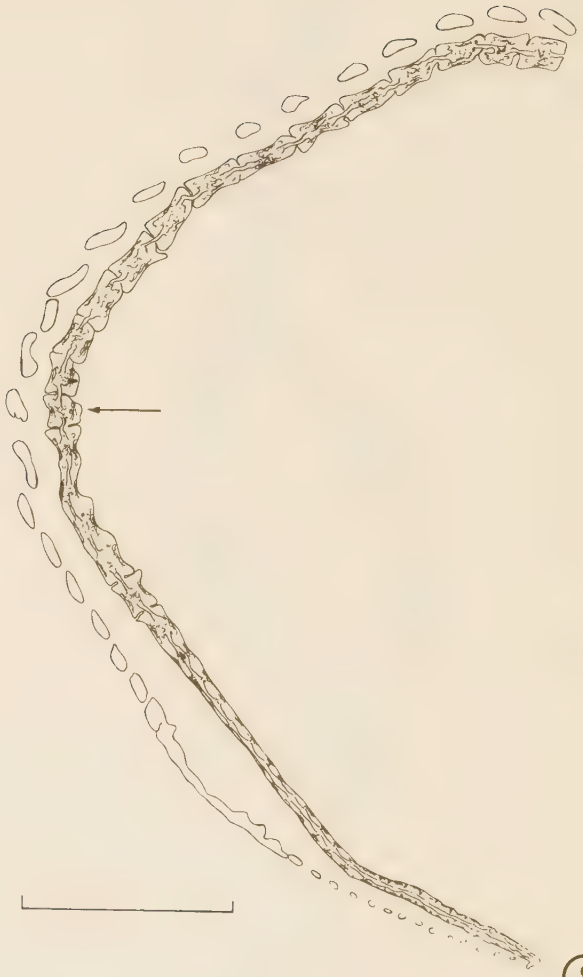
5



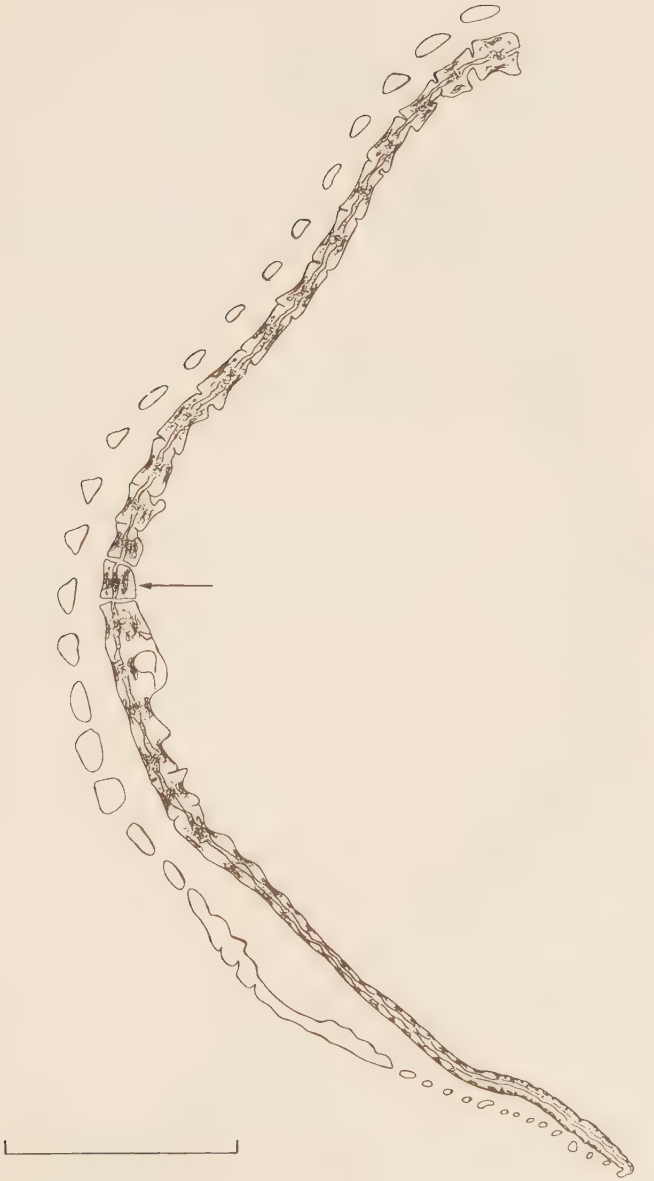
6



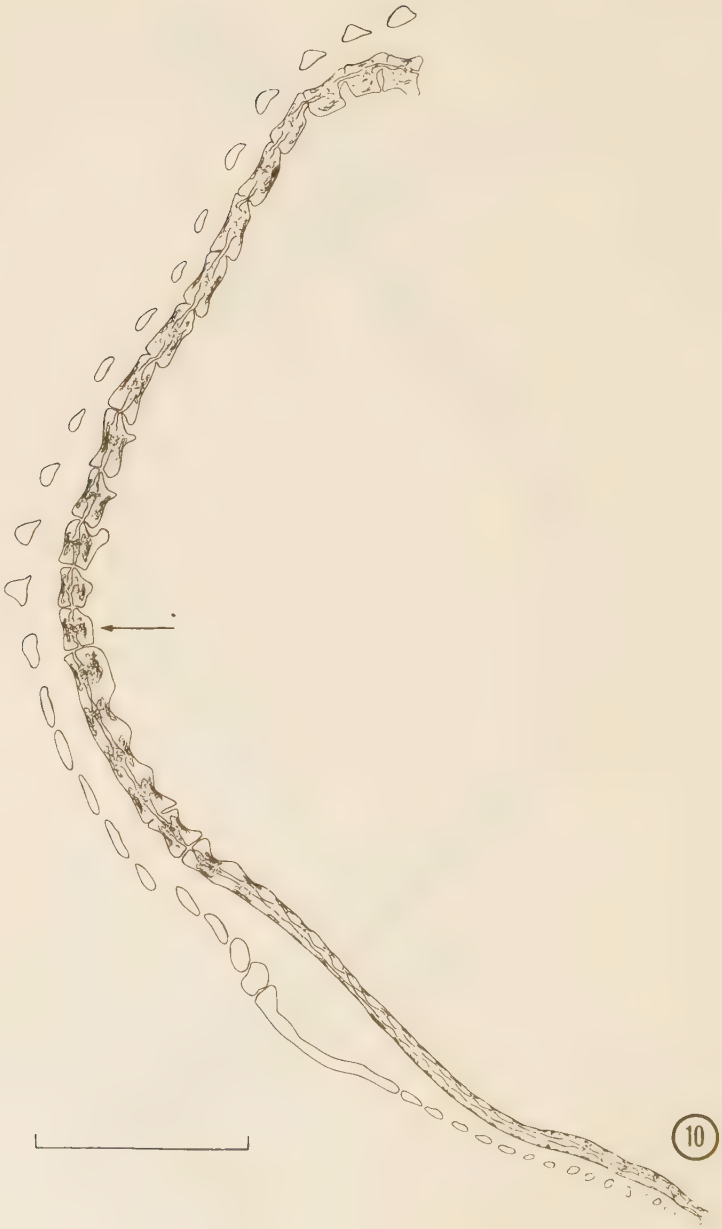
7



8



9



10

Mein früherer Anatomielehrer, Herr Professor Dr.med. Ernst Rolshoven, überließ mir das Thema der vorliegenden Arbeit, wofür ich ihm danke. Ich werde ihm, der in mir das Interesse für die Morphologie weckte, über den Tod hinaus ein ehrendes Andenken bewahren.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Priv.Doz. Dr.med. K.H.Booz, der mich mit zahlreichen Ratschlägen vielfach unterstützte.

Herrn Professor Dr.med. H.Leonhardt bin ich für die Übernahme dieser Arbeit und seine wertvollen Hinweise sehr verpflichtet.

Lebenslauf

Am 16.8.1939 wurde ich als Sohn des Lehrers Han Seng Lauw und seiner Ehefrau, Lian Hoa, geb. Tan, in Sibolga auf Sumatra/Indonesien geboren. Von 1949-1954 besuchte ich die Volksschule in Padang auf Sumatra. Anschließend wurde ich Oberschüler in Padang. In Djakarta legte ich 1960 das Abitur an einer Oberschule der Jesuiten ab. Danach begann ich mit dem Medizinstudium an der Universität Djakarta. Dort bestand ich 1961 das Vorphysikum. Nach einer darauf folgenden Vorbereitungszeit kam ich im Herbst 1962 nach Deutschland, wo ich an der Universität des Saarlandes nach einem Einführungskurs im Frühjahr 1963 mein Studium fortsetzte. Nach 3 Semestern, im Herbst 1964, bestand ich in Homburg das Physikum und legte hier am 23.1.1968 das Staatsexamen ab.

ROTAPRINT-
OFFSET-
DRUCKEREI

Klein

6602 DUDWEILER
Scheidter Straße 26
Tel. Sulzbach 7 32 84

IHR LIEFERANT FÜR DRUCKSACHEN ALLER ART